Das Riech-Gähnen bei Rindern (Bovinae)

Von Ulrich Halder und Rudolf Schenkel

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Basel

Eingang des Ms. 27. 3. 1972

Einleitung

Das Gähnen (G) ist unter Wirbeltieren weit verbreitet; es wurde in recht verschiedenartigen Situationen beobachtet, aber bisher noch nicht umfassend vergleichend untersucht.

Bei Säugern tritt G vor allem im Zusammenhang mit dem Ruheverhalten auf, z. T. bei Müdigkeit, häufiger nach dem Ruhen als Aktivierungsvorgang. Oft ist es mit „Dehnen" des Körpers und einzelner Gliedmaßen verbunden. Der Verhaltenskomplex des G scheint durch eine bestimmte physiologische Situation hervorgerufen zu sein und auf diese einzuwirken. Insbesondere wurde vermutet, daß der „Gähn-Dehn-Reflex" die Zirkulation von Lymphe und Gewebeflüssigkeit steigert.

G. kann aber auch Ausdrucksfunktion im innerartlichen Verkehr übernehmen und zeigt dann Merkmale der Ritualisation. Schon Darwin (1872) hat solches G für Affen beschrieben, Hediger (1961) für Flußpferde. Es läßt sich vermuten, daß sich aus dem „Aktivierungs-G" phylogenetisch zuerst ein „Spannungs-G" entwickelt hat, wie wir es z. B. auch beim Menschen finden. Daß es bei uns Ausdrucksfunktion hat, zeigt sich in seiner ansteckenden Wirkung. Von solchem Spannungs-G dürfte das „Droh- oder Wut-G" abzuleiten sein. Ausgestaltung der Gebärde zur Demonstration der Eckzähne, Bindung an ausgesprochen aggressive Erregung und schließlich Adressiertheit an den Opponenten oder Rivalen wären dann als Prozesse phylogenetischer Ritualisation und Funktionsverschiebung aufzufassen.

In dieser Arbeit wird einer weiteren Form des G, dem *Riech-Gähnen* (RG), und zwar besonders am Beispiel der Rinder (Bovinae) Beachtung geschenkt.

A. Gähnen beim Banteng, *Bos javanicus*, nach Beriechen und Belecken von Knochen

1. Normalverlauf des Riech-Gähnens

Im Verlauf einer Studie des Verhaltens und der Ökologie des freilebenden Banteng im westjavanischen Reservat Udjung Kulon[1] wurde ein G in folgender Situation beobachtet:

Bei den von Wildschweinen und Waranen schon von Fleisch gesäuberten, aber noch mit Aasgeruch behafteten Skeletteilen eines verendeten Artgenossen stellten sich während mehrerer Tage immer wieder Banteng ein[2]. Diese „Knochenstätte" wurde von den Kühen und Kälbern meist in Kleingruppen von 2—4 Tieren, von den Bullen in der Regel einzeln, seltener zu zweit oder dritt, besucht. Die Banteng berochen und

[1] Mit Unterstützung des World Wildlife Fund (WWF), Patronage Committee for Udjung Kulon Nature Reserve (Präsident: Prof. Dr. R. Geigy, Basel).

[2] Stark verwitterte Knochen wurden von den Banteng nicht beachtet.

beleckten die Knochen und hoben dann regelmäßig den Kopf, bis die Stirn-Schnauzen-Linie ungefähr waagrecht verlief. In dieser Haltung beleckten sie sich intensiv Muffel und Nüstern und gähnten dann. Bei diesem G, das im folgenden als „Riech-Gähnen" (RG) bezeichnet wird, erschienen der Nasenrücken leicht gerümpft, die Augen nahezu oder ganz geschlossen und die Zunge gaumenwärts eingerollt. Nach 1—2 Sek. schlossen die Tiere das Maul mit einer seitlich ausholenden Bewegung des Unterkiefers. Nüsternlecken und RG wurden oft mehrmals wiederholt, bevor sich der Banteng erneut der Reizquelle zuwandte. Ein Besuch der „Knochenstätte" dauerte meist 5—10 Min.

2. Sonderfälle und geschlechtsspezifische Differenzierung

Im Verlauf der Gesamtszenen fielen folgende Differenzierungen auf:

a. Eine adulte Kuh und ein ca. einjähriges Stierkalb zeigten je einmal unmittelbar nach dem Knochenlecken Flehmen (Fl); dann erst folgten Nüsternlecken und RG.

b. Gelegentlich beleckten die Banteng nicht die Knochen, sondern den Boden in deren unmittelbarer Umgebung. Dann zeigten sie zuerst ein Kopfnicken mit geringer Amplitude und zugleich ein wiederholtes Vorstoßen der Zunge. Offenbar diente diese Bewegung dem Ausstoßen aufgenommener Erdpartikel. Dann erst folgten Belecken der Nasenlöcher und RG.

c. Zwischen Kühen kam es nie zu Auseinandersetzungen an der „Knochenstätte". Dagegen zeigten Bullen nach Belecken und RG gelegentlich Verhaltensformen, welche sonst im Rahmen der Bullenrivalität auftreten: Bearbeiten des Bodens oder eines Busches mit den Hörnern und „Plärren", eine Lautäußerung, welche aggressive Erregung ausdrückt. „Hornen" und „Plärren" zeigten auch Bullen, welche einzeln die „Knochenstätte" aufsuchten. Trafen sich 2—3 Bullen bei den Knochen, so kam es zwischen ihnen zusätzlich noch zu gerichtetem lateralen Imponieren.

3. Die Fragestellung dieser Arbeit

Selbstverständlich stellen sich nun die Fragen nach dem Zustandekommen der verschiedenen beobachteten Verhaltensweisen — Beriechen und Belecken der Knochen, evtl. Fl, Nüsternlecken, RG und aggressiv getönte Verhaltensweisen der Bullen — und nach deren Funktion. Die bisherigen Beobachtungen am freilebenden Banteng erlauben keine definitiven Antworten. Die vorliegende Untersuchung ist ein Beitrag zur Klärung der Funktion des RG.

B. Versuche an Rindern (Bovinae) im Zoo

1. Versuch und Versuchsobjekte

Ein mehrwöchiger Aufenthalt im Westberliner Zoo[3] bot Gelegenheit zu weiteren Beobachtungen und folgenden einfachen Versuchen: Der sauber geschabte Oberschenkelknochen eines kurz zuvor geschlachteten Pferdes wurde den im Zoo vertretenen Rindergruppen vorgelegt. Beim Gaur konnte nur der isoliert gehaltene Bulle in den Versuch einbezogen werden, beim Zeburind nur 2 Kühe. Der Knochen war an einer langen Schnur befestigt, damit man ihn aus dem jeweiligen Gehege mühelos wieder entfernen konnte. Die Reaktionen wurden protokolliert und mit Film und Fotos belegt.

[3] Für die freundliche Aufnahme und Unterstützung im Berliner Zoo danken wir Herrn Dir. Prof. Dr. H.-G. Klös und seinen Mitarbeitern sehr herzlich.

Tabelle 1

Reaktionen auf einen vorgelegten Knochen (Beobachtungen im Zoo Berlin)

Art	geprüfte Individuen		beobachtete Verhaltenselemente					Bemerkungen
	Alter	Geschlecht	Beriechen	Belecken	Flehmen	Nüstern-lecken	Gähnen	
Wildformen								
Banteng								
Bos javanicus	ad	M	—	—	—	—	—	Knochen nicht beachtet
	ad	WW	+	—	—	—	—	keine Reaktion nach Beriechen
	juv	M+W	—	—	—	—	—	Knochen nicht beachtet
Gaur								
Bos gaurus	ad	M	+	+	+	+	+	nicht Knochen selbst, sondern darumgewickelte Schnur wird beleckt. Nur 1× Fl, sonst G
	ad	WW			nicht getestet			
Kaffernbüffel								
Syncerus caffer	ad	M	—	—	—	—	—	Knochen nicht beachtet
	ad	WW	+	+	+	+	+	Naselecken wenig intensiv; regelmäßig Fl vor G
Rotbüffel								
Syncerus c. nanus	ad	M	—	—	—	—	—	Knochen nicht beachtet
	ad	WW	+	+	—	+	+	Naselecken wenig intensiv; Beschäftigung mit Knochen umfaßt auch Betasten mit Lippen, kurzes Hornen und Reiben des Halses auf Knochen; ein W vertreibt 2. W
	juv	W	+	+	—	+	+	
Anoa								
Anoa depressicornis	ad	M	+	+	—	+	+	Naselecken wenig intensiv; Beschäftigung mit Knochen umfaßt auch leichtes Hornen
	ad	W	+	+	—	+	+	

Art	geprüfte Individuen		beobachtete Verhaltenselemente					Bemerkungen
	Alter	Geschlecht	Beriechen	Belecken	Flehmen	Nüstern-lecken	Gähnen	
Bison								
Bison bison	ad	M	—	—	—	—	—	Knochen nicht beachtet
	ad	WW	+	—	—	—	—	keine Reaktion nach Beriechen
	juv	M+W	—	—	—	—	—	Knochen nicht beachtet
Wisent								
Bison bonasus	ad	M	+	—	—	—	—	
	ad	WW	+	—	—	—	—	ein W attackiert Schnur und vertreibt andere WW vom Knochen; mehrere Tiere scharren
	juv	M+W	—	—	—	—	—	Knochen nicht beachtet
Zuchtformen								
Watussirind	ad	M	+	—	—	—	—	keine Reaktion nach Beriechen
	ad	WW	+	+	+	+	+	1× Fl vor G, sonst nur G
	juv	M+W	—	—	—	—	—	Knochen nicht beachtet
Zeburind	ad	M			nicht getestet			
	ad	WW	+	—	—	—	—	keine Reaktion nach Beriechen
Hausyak								
(*Bos mutus* f. grunniens)	ad	M	+	—	—	—	—	M verjagt WW vom Knochen, hornt mit Knochen
	ad	WW	+	+	—	+	+	
	juv	M+W	+	—	—	—	—	nach Beriechen keine Reaktion mehr
Hausbüffel								
(*Bubalis arnee* f. bubalis)	ad	M	+	—	—	—	—	keine Reaktion nach Beriechen
	ad	WW	—	—	—	—	—	Knochen nicht beachtet

2. Ergebnisse

Die Ergebnisse sind in Tab. 1 zusammengestellt. Vertreter von 6 verschiedenen Rinderarten — darunter 2 domestizierte — zeigten entweder die Reaktionssequenz Beriechen, Belecken, Fl, Nüsternlecken, RG oder dieselbe Sequenz ohne Fl (vgl. Abb. 1—3); ihre Reaktion stimmt also mit der am freilebenden Banteng beobachteten überein.

Im Versuch trat die Reaktionssequenz beim Banteng, Bison, Wisent und den domestizierten Formen Zebu und Hausbüffel nicht auf. Von einzelnen Individuen wurde der Knochen nur berochen, von anderen überhaupt nicht beachtet. Hieraus zu schließen, daß diesen Arten die betr. Reaktionsdisposition fehlt, ist — wie der Banteng zeigt — unzulässig.

Innerhalb der ausgeprägt reagierenden Rinder fielen folgende Modifikationen der Reaktion auf:

a. Die am Banteng beobachtete seitliche Bewegung des Unterkiefers beim Schließen des Mundes in der Endphase des G wurde bei keiner anderen Art beobachtet.
b. Fl vor dem Nüsternlecken zeigten nur die Kaffernbüffel-Kühe regelmäßig. Eine Watussi-Kuh und der isoliert gehaltene Gaurbulle flehmten nur einmal und wenig intensiv.
c. Bei den Vertretern der Gattungen *Syncerus* und *Anoa* war das Nüsternlecken wenig ausgeprägt.
d. Bei Kaffern- und Rotbüffel, Hausyak und Watussirind reagierten nur die Kühe intensiv. Allerdings umfaßten die betr. Gruppen im Zoo auch mehr Kühe als Bullen.
e. RG und Fl können verschiedene Grade der Intensität zeigen. Bei geringer Intensität wird beim RG der Mund nicht weit geöffnet und beim Fl die Oberlippe nicht stark hochgezogen und die Nase nur wenig gerümpft. Daher lassen sich RG und Fl in wenig intensiver Ausführung kaum unterscheiden. Intensives RG dagegen stimmt formal mit G im Zusammenhang mit Ruhen überein. Letzteres ist bei Rindern allerdings nicht häufig zu sehen.







Abb. 1—3. Riech-Gähnen bei einer Banteng-Kuh. *1* — Belecken der Nüstern nach dem Kontakt mit der Reizquelle, hier dem Fell des Kalbes. *2* — Riech-Gähnen; deutlich sind die gerümpfte Nase, die verschlossenen Nüstern und die gaumenwärts eingerollte Zunge zu sehen. *3* — Schließen des Maules nach dem Riech-Gähnen mit einer seitlich ausholenden Bewegung des Unterkiefers; die Nasenlöcher sind dabei weit geöffnet (Aufn.: Abb. 1: K. Halder; Abb. 2—8: U. Halder)

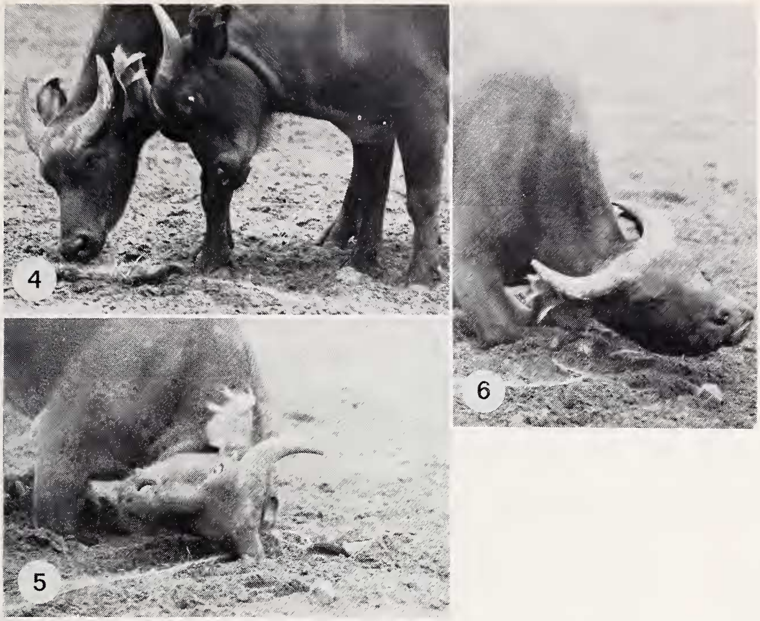


Abb. 4—6. Aggressiv getönte Verhaltensweisen beim Kontakt mit Knochen (Rotbüffel-Kuh). *4* — leichter Hornstoß gegen einen Artgenossen. *5* — Hornen gegen den Knochen. *6* — Halsreiben auf dem Knochen

f. Bei mehreren Rindergruppen lösten der Knochen oder die Halteschnur aggressiv getöntes Verhalten wie Scharren, Hornen gegen Knochen oder Schnur und Verjagen rangniedrigerer Artgenossen aus (vgl. Abb. 4—6). Diese Reaktionen traten nicht nur wie beim freilebenden Banteng unter Bullen auf, sondern auch unter Kühen.

In diesem Zusammenhang seien vergleichbare Beobachtungen von Mc Hugh (1958) und Schloeth (1961) erwähnt. Mc Hugh berichtet, daß freilebende Bison durch das Beriechen von Säugetier-Kadavern in Erregung gerieten, diese mit den Hörnern bearbeiteten, scharrten, und daß zwei Bullen anschließend zusammen kämpften (p. 8). Nach Schloeth finden sich Camarguerinder bei Kadavern, Knochen und faulenden Stoffen ein, „... wo alsbald ein großes Durcheinander an Kämpfen, Kampfspielen und akustischen Äußerungen anhebt" (p. 584).

C. Weitere Beobachtungen über das Riech-Gähnen bei Rindern

1. Eigene Beobachtungen

Die oben beschriebenen Verhaltenssequenzen mit RG treten bei Rindern durchaus nicht nur als Reaktion auf den Kontakt mit Knochen auf.

Die in Tab. 2 zusammengefaßten eigenen Beobachtungen lassen vor allem den Einbau des RG in bestimmte soziale Szenen erkennen, die im Zusammenhang mit der Geburt und mit sozialer Körperpflege stehen. In diesen Zusammenhängen erweist sich das RG in erster Linie als weibliches bzw. mütterliches Verhalten:

Es tritt auf bei der Beschäftigung der Mutter mit Fruchtwasser, Fruchthüllen und Nachgeburt und bei der Pflege des Kalbes. Dabei kommt Hautverletzungen möglicherweise besonders intensive Reizwirkung zu. Daneben wurde RG auch in Szenen des sozialen Leckens unter Jungtieren und zwischen Bulle und Kuh beobachtet.

Tabelle 2

Auslösesituationen für die Reaktionsfolge Beriechen — Belecken — Nüsternlecken — Gähnen (Beobachtungen im Feld und im Zoo)

Auslösesituation	Art	Alter	Geschlecht	Beobachtungsort
Mutter beleckt Blut-Fruchtwassergemisch an Geburtsstelle	Bison	ad	W	Zoo
Mutter beleckt ihr totgeborenes Kalb	Banteng	ad	W	Zoo
Mutter beleckt mehrmals kleine blutende Wunde an ihrem Kalb	Banteng	ad	W	Zoo
Mutter beleckt ihr Kalb anal	Banteng	ad	W	Feld
Ca. dreimonatiges Kalb beleckt gleichaltriges an Innenseite der Ohrmuschel	Banteng	juv	W	Zoo
Kuh leckt sich die Flanke	Banteng	ad	W	Feld
Kuh beleckt Flanke eines ad Bullen	Banteng	ad	W	Zoo
Bulle beleckt Kuh in der Schulterregion	Banteng	ad	M	Feld
Tiere belecken nach einwöchigem Unterbruch nacheinander den Salzstein	Banteng	ad	M+WW	Zoo
Bulle beleckt Stelle im sandigen Boden	Banteng	ad	M	Zoo
Bulle beleckt hölzernen Zaunpfosten im Gehege	Banteng	ad	M	Zoo
Kuh beleckt hölzernen Zaunpfosten im Gehege	Wisent	ad	W	Zoo
Kuh riecht und leckt an Jauche	Zwergzebu	ad	W	Zoo

Welche Reizqualitäten die restlichen in Tab. 2 aufgeführten Reaktionsweisen mit RG auslösten, ließ sich nicht genau bestimmen. Immerhin ist es denkbar, daß die Zaunpfosten, die berochen und beleckt und so Anlaß zum RG wurden, mit Geruchsspuren behaftet waren, die vom betreffenden Aktor oder einem Artgenossen stammten. Hier darf an früheres Belecken oder Sich-Scheuern gedacht werden.

In allen beobachteten Fällen umfaßte die Gesamt-Reaktion die typische Sequenz Beriechen, Belecken, Nüsternlecken, RG.

2. Die Untersuchungen von H. Brummer

H. Brummer (1971) untersuchte die Reaktionen europäischer Hausrinder auf eine vorgelegte Placenta. Er schenkte anscheinend den Reaktions-Sequenzen wenig Beachrung, stellte aber fest, daß fast alle untersuchten Kühe die Placenta berochen und sich die Nüstern leckten. Darauf flehmten 27,7 %, gähnten 15,5 % und zeigten 6,4 % sowohl Fl wie G. „Die männlichen Tiere reagierten nur mit Gähnen, in einem Fall auch mit Belecken der Nachgeburt" (p. 122). Genauere Angaben über die Reaktionsweise der restlichen 50,4 % der Kühe fehlen, desgleichen genaue Beschreibungen der Verhaltensabläufe bei beiden Geschlechtern.

Trotz dieser Mängel der Darstellung kann kein Zweifel bestehen, daß es sich beim von Brummer beobachteten G um RG handelt.

D. Über das Riech-Gähnen bei anderen Gruppen der Säuger

Soweit wir in Erfahrung zu bringen vermochten, hat für andere Säuger nur K. M. Schneider (1930—1932) Beobachtungen über Formen des G veröffentlicht, die ohne Zweifel als RG anzusprechen sind, und zwar bezeichnenderweise in seinen Ab-

handlungen über das Fl. Diese Fälle werden im folgenden zusammen mit mündlichen Mitteilungen anderer Beobachter sowie eigenen Feststellungen aufgeführt.

Fam. Bovidae: Ein männlicher Moschusochse *(Ovibos moschatus)* gähnte nach Belecken eines Gehegepfostens (eigene Beobachtung).

Nach SCHNEIDER gähnte ein 11tägiger Mufflon *(Ovis ammon musimon)* intensiv nach Kontaktnahme mit einer Bratheringbüchse.

Fam. Cervidae: SCHNEIDER beobachtete bei einem männlichen Wapiti *(Cervus elaphus ssp.)*, nach Beriechen des „Hinterteils" eines Weibchens zuerst Fl, dann G.

Fam. Camelidae: SCHNEIDER stellte bei brünftigen Dromedarhengsten *(Camelus dromedarius)* sowohl Fl wie RG fest, ersteres viel häufiger als letzteres.

Fam. Suidae: Nach dem Fressen an Aas ist beim javanischen Bindenschwein *(Sus scrofa vittatus)* gelegentlich ein Aufsperren des Mundes zu sehen, das vermutlich als RG anzusprechen ist (eigene Beobachtung).

Fam. Hippopotamidae: SCHNEIDER berichtet, daß ein Zwergflußpferd-Bulle *(Choeropsis liberiensis)* nach Inhalieren von Äther wiederholt gähnte.

Fam. Equidae: J. JOURDAN (mündl. Mitt.) beobachtete mehrfach, daß Somali-Wildesel *(Equus asinus somalicus)* ihren oft benützten Wälzplatz beschnupperten und anschließend gähnten. — Ein subadultes Shetlandpony zeigte wiederholt folgende Sequenz: Belecken und Beknabbern des Drahtgitters, anschließend RG (eigene Beobachtung).

Fam. Macropodidae: Nach V. GERMANN (mündl. Mitt.) gähnen beim Grauen Riesenkänguruh *(Macropus g. giganteus)* Mütter regelmäßig, wenn sie ihr Junges im Beutel leckend gepflegt haben.

Obwohl diese Angaben z. T. anekdotischen Charakter haben, läßt die jeweilige Situation doch mit großer Wahrscheinlichkeit darauf schließen, daß es sich bei den beobachteten Formen des G stets um eine dem RG der Rinder homologe Verhaltensweise handelt.

Es erscheint nicht ausgeschlossen, daß das RG nicht nur in den erwähnten Familien vorkommt, sondern unter Säugern viel weiter verbreitet, bisher aber nicht als besondere Form des G betrachtet und erkannt worden ist.

Offenbar kommt auch die Kombination von Fl und RG nicht nur bei Rindern vor *(Cervus* und *Camelus)*. Als Sonderfall sind die Großkatzen zu erwähnen. Nach dem Belecken eines Jungen zeigt z.B. die Löwenmutter eine meist als Fl angesprochene Gebärde. Sie stimmt mit der Mimik des männlichen Löwen, die z. B. nach genitalem Beschnuppern der Löwin auftritt, überein. Diese Verhaltensweise gleicht in ihrem Gesamtverlauf — Heben und Vorstrecken der Schnauze, mehrere Sekunden dauernde Starre, Hochziehen der Oberlippe — dem Fl der Huftiere; der Mund wird aber oft so stark geöffnet, daß auch eine gewisse Ähnlichkeit mit dem G besteht. Während bei den Rindern eine klare Differenzierung zwischen dem ans soziale Pflegen gebundenen RG und dem für das sexuelle „Testen" seitens des Männchens charakteristischen Fl besteht, zeigt der Löwe in beiden Situationen eine Art Fl, die auch eine gewisse Ähnlichkeit mit dem G aufweist. Die hier erwähnten Beobachtungen legen die Vermutung nahe, daß RG und Fl Reaktions-Alternativen darstellen — in einer Weise, die noch sehr der Klärung bedarf.

E. Vergleich des Riech-Gähnens und Flehmens der Rinder

1. Geschlechtsspezifisches Vorkommen

Sowohl RG als auch Fl treten bei Bullen und Kühen auf und gehören in gewissen Fällen zur selben Reaktions-Sequenz. Trotzdem besteht eine deutlich verschiedene Zuordnung der beiden Leistungen zu den beiden Geschlechtern.

RG tritt häufiger bei Kühen auf als bei Bullen, gehört es doch vor allem Verhaltensabläufen an, welche für die Mutterrolle charakteristisch sind. In diesem Rollen-Bereich ist wohl auch der Schwerpunkt seines Funktionsbereichs zu sehen. Fl dagegen ist vor allem eine Leistung der Bullen, und zwar gehört es in erster Linie zu Szenen der Kontaktnahme mit Harn und/oder Genitale weiblicher Tiere.

2. Formaler Vergleich

Eine ganze Reihe von Tatbeständen weist auf eine Art „Verwandtschaft“ zwischen RG und Fl. Dazu gehören „stellvertretendes“ Vorkommen und gekoppeltes Auftreten in fester Reihenfolge. Außerdem ist aber auch die formale Ähnlichkeit hervorzuheben. Sie ist im Falle wenig intensiver Ausführung besonders groß. Aber auch bei höherer Intensität ist die Ähnlichkeit sowohl zwischen Fl und RG als auch zwischen den ganzen Reaktionssequenzen auffallend.

Das zeigt der folgende Vergleich.

a. Sequenz mit Fl

1. Beriechen und evtl. Belecken der Reizquelle.
2. Starkes Hochheben und Vorstrecken des Kopfes.
3. Fl (siehe Abb. 7): Schwaches Öffnen des Mundes, Zurückziehen der Oberlippe vom Vorderrand des Oberkiefers und starkes Rümpfen des Nasenrückens, Schließen der Nüstern, teilweises oder vollständiges Schließen der Augen, evtl. leichtes seitliches Pendeln des Kopfes; Dauer der Phase 5—10 Sek.
4. Übergehen zu Normalgesicht und normaler Kopfhaltung, Belecken von Muffel und Nüstern.

   Als Wiederholung kann die Sequenz 2.—4. oder 1.—4. nochmals ablaufen.

b. Sequenz mit RG

1. Wie unter a.
2. Anheben und Vorstrecken des Kopfes.
3. Nüsternlecken: die Zungenspitze dringt in die Nüstern ein.
4. RG (siehe Abb. 8): Aufsperren des Mundes, leichtes Rümpfen des Nasenrückens, Einrollen der Zunge gaumenwärts, teilweises oder völliges Schließen der Nüstern, teilweises oder völliges Schließen der Augen;

   Dauer der Phase 1—2 Sek.
5. Schließen des Mundes.
6. Annehmen der normalen Kopfhaltung.

   Als Wiederholung kann nach 5. die Sequenz 3.—6. auftreten oder nach 6. nochmals die ganze Sequenz 1.—6.; bei Wiederholung ist die Intensität meist deutlich schwächer.

c. Sequenz mit Fl und RG

1. bis 4. wie unter a., dann Senken des Kopfes bis ca. zur Waagerechten. Anschließend b. 3.—6.

3. Die vermutete Funktion des RG

Die dargestellten Ähnlichkeiten und szenischen Beziehungen zwischen RG und Fl bei Rindern legen den Schluß nahe, daß der funktionelle Kern beider Verhaltensweisen ein besonderer chemorezeptorischer Vorgang ist. Dieser wäre im Falle des RG vor allem in den Mutter-Kind-Kontakt eingebaut, im Falle des Fl in erster Linie in die Kontaktnahme zwischen Bulle und Kuh.

F. Flehmen, Riech-Gähnen und Jakobsonsches Organ

1. Die Untersuchungen von H. Knappe

Nach Knappe (1964) tritt beim Fl das Jakobsonsche Organ (J. O.) als Chemorezeptor in Funktion. Dieses ist nicht nur bei den Reptilien voll funktionsfähig, sondern zusätzlich zum Riechapparat der Nasenhöhle auch bei verschiedenen Säugergruppen. Es mündet in den Nasen- und Mundhöhle verbindenden Stensonschen Gang (Ductus nasopalatinus). Dieser ist allerdings bei gewissen Säugern, auch solchen mit funktionsfähigem J. O., mundhöhlenwärts verschlossen. Knappe bietet keinen umfassenden Überblick über die Verhältnisse bei den Säugern, weder hinsichtlich des J. O. noch der Gangverbindung zur Mundhöhle. Immerhin scheint festzustehen, daß bei Boviden und Cerviden diese Verbindung besteht, bei Giraffiden, Cameliden und Equiden dagegen nicht. Bei all diesen Huftieren aber ist J. O. funktionstüchtig und tritt auch Flehmen auf.

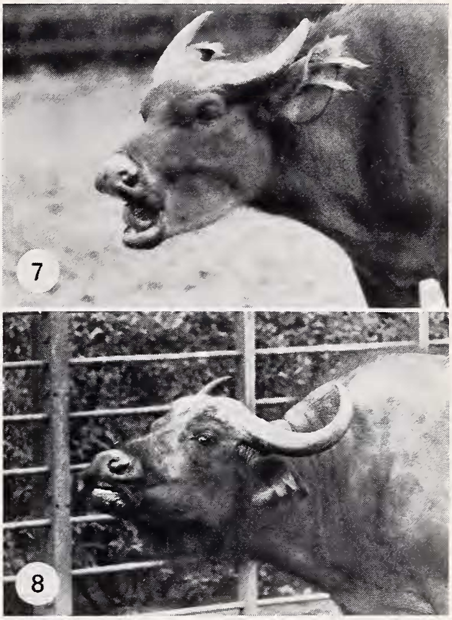


Abb. 7 und 8. Vergleich der formalen Ausgestaltung von Riech-Gähnen und Flehmen. *7* — Riech-Gähnen einer Rotbüffel-Kuh. *8* — Flehmen einer Kaffernbüffel-Kuh

Das J. O. wird nicht mit Luft ventiliert, sondern vermag mit Hilfe einer Muskelhülle Schleim aus dem Stensonschen Gang anzusaugen, der je nachdem aus Mund- oder Nasenhöhle stammt. Nach Knappe erleichtert die Fl-Mimik einerseits das Ansaugen von Schleim, der in der vorbereitenden Phase des Beriechens und evtl. Beleckens mit Geruchsträgern angereichert worden ist, andererseits schaltet sie durch Verschluß der Nüstern das gleichzeitige Zubringen von Geruchspartikeln zur Riechschleimhaut der Nasenhöhle aus, ermöglicht also volle Konzentration des Tieres auf die Rezeption mittels des J. O.

Nach Knappe verfügen alle Säuger, bei denen Fl vorkommt, über ein leistungsfähiges J. O.; aber nicht alle mit J. O. flehmen auch tatsächlich. Als Beispiel hierfür nennt Knappe Nagetiere und Suiden.

2. Das Riech-Gähnen als chemorezeptorischer Vorgang

Hier seien nochmals die Argumente zusammengestellt, die dafür sprechen, daß das RG ein ähnlicher chemorezeptorischer Vorgang ist wie das Fl:

- die Sequenzen, in die RG oder Fl eingebaut sind, zeigen weitgehende Übereinstimmung;
- Fl und RG können – in dieser Reihenfolge – in derselben Sequenz auftreten;
- in der Pflegeszene kommen RG und Fl sozusagen stellvertretend vor (z. B. bei Rindern und dem Riesenkänguruh RG, bei Großkatzen Fl);
- die einzelnen Komponenten der Mimik des RG und des Fl sind ähnlich.

Es stellt sich natürlich die Frage, welches Rezeptionsorgan beim RG beteiligt sein

könnte. Kommt das J. O. auch hier in Frage? Dann stellt sich die weitere Frage, weshalb dieses Organ bei gewissen Arten — z. B. Huftieren — auf zwei verschiedene Arten betätigt werden sollte. Auf Grund der festgestellten Geschlechtsspezifität ließe sich vermuten, daß das RG als die vorwiegend weiblich-mütterliche Form, das Fl als die entsprechende männliche Form des Einsetzens des J. O. anzusprechen wäre. Allerdings wäre nicht an strikte Geschlechtsgebundenheit zu denken. Bei manchen Boviden verfügen ja beide Geschlechter über Fl und RG; außerdem ist von einigen Säugerformen nur Fl bekannt, von anderen nur RG.

Tabelle 3

Befunde über Jacobsonsches Organ, Flehmen und Riech-Gähnen bei Säugern

Familie	J. O. funktionsfähig	Fl	in welchem systematischen Bereich nachgewiesen?	RG	in welchem systematischen Bereich nachgewiesen?
Bovidae	+	+	allgemein	+	Bovinae, Gattungen *Ovis* und *Ovibos*
Cervidae	+	+	allgemein	+	*Cervus elaphus*
Giraffidae	+	+	allgemein	?	
Camelidae	+	+	allgemein	+	*Camelus dromedarius*
Suidae	+	—		+	*Sus scrofa vittatus*
Hippopotamidae	?	+	Choeropsis liberiensis	+	*Choeropsis liberiensis*
Equidae	+	+	allgemein	+	*Equus asinus somalicus; Equus przewalskii* f. caballus
Tapiridae	?	+	Tapirus indicus	?	
Rhinocerotidae	?	+	Diceros bicornis[1] Rhinoceros unicornis[2]	—	
Felidae	+	+	Großkatzen: sehr ausgeprägt Kleinkatzen: wenig ausgeprägt[3]	—	
Canidae	—	—		—	
Muridae, Caviidae	+	—		?	
Leporidae	+	—		?	
Erinaceidae	+[4]	+	*Erinaceus europaeus*[4]	?	
Macropodidae	?	—		+	*Macropus giganteus*

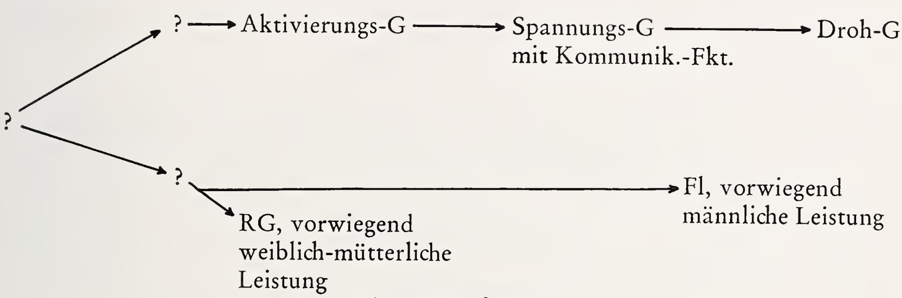
[1] Nach Goddard (1966) und Schenkel (1966). — [2] Nach Lang (1961), s. a. Schenkel u. Lang (1969). — [3] Nach Verberne (1970). — [4] Nach Poduschka und Firbas (1968). J. O. — Knappe (1964), Fl — Schneider (1930—32), RG — siehe Text, D.

Selbstverständlich müßten alle Arten, bei denen RG vorkommt, über ein funktionsfähiges J. O. verfügen. Nun sind aber bei weitem nicht alle Säuger hinsichtlich des J. O. untersucht, und was das RG betrifft, so liegen, von den Rindern abgesehen, fast nur vereinzelte Zufallsbeobachtungen vor. Tab. 3 faßt die äußerst lückenhaften Daten zusammen.

Schließlich sei noch festgehalten, daß das RG, falls es tatsächlich der Rezeption mittels des J. O. dient, weniger spezialisiert erscheint als das Fl: die Phase der Starre bzw. der Konzentration auf die besondere Rezeption dauert beim Fl länger und ist mit dem größeren Aufwand hinsichtlich der Kopfhaltung und der Mimik verbunden.

G. Mögliche phylogenetische Zusammenhänge

Es liegt nahe, in der Reihe
Aktivierungs-G, Spannungs-G mit Kommunikationsfunktion und ritualisiertes Droh-G eine phylogenetische Entwicklungsreihe zu vermuten.
Unsicher erscheint der Zusammenhang zwischen dem RG und den übrigen Formen des G einerseits, dem Fl andererseits. Das liegt vor allem daran, daß hinsichtlich der Funktion des RG bestenfalls Vermutungen formuliert werden können. Akzeptieren wir — vorläufig und versuchsweise — die Vermutung, daß das RG die vorwiegend weiblich-mütterliche, primitivere, das Fl die männliche, höher spezialisierte Form der Rezeption mittels des J. O. darstellt, so ergäbe sich folgender phylogenetischer Zusammenhang:



Zusammenfassung

Am freilebenden Banteng, *Bos javanicus,* wurde nach Beriechen und Belecken von Knochen eines verstorbenen Artgenossen regelmäßig ein besonderes Gähnen beobachtet; es wird hier als „Riech-Gähnen" bezeichnet. Die gesamte Verhaltenssequenz bestand im Normalfall aus 1. Beriechen und Belecken der Knochen, 2. Heben und Vorstrecken des Kopfes, 3. Belecken der Nüstern, 4. Gähnen, 5. Übergehen zur normalen Kopfhaltung. Ausnahmsweise folgte auf 1. und 2. zunächst Flehmen und dann erst die Sequenz 3.—5.

Bei Bullen, die sich einzeln bei den Knochen einfanden, waren im Anschluß an die Gähn-Sequenz häufig aggressiv getönte Verhaltensweisen zu beobachten. Trafen sich mehrere Bullen an der „Knochenstätte", so kam es zusätzlich zwischen ihnen zu lateralem Imponieren.

Versuche an mehreren Rinderarten im Zoo Berlin, zusätzliche Beobachtungen in freier Wildbahn und vereinzelte Angaben anderer Autoren erlauben die folgenden vorläufigen Feststellungen:

a. Riech-Gähnen tritt bei den meisten Arten der Bovinae auf.
b. Es wurde außerdem bei Säugern sehr verschiedener Ordnungen beobachtet.
c. Außer Knochen können verschiedene andere Reizsituationen Riech-Gähnen auslösen. Vor allem tritt es im Zusammenhang mit folgenden mütterlichen Leistungen auf: Lecken von Fruchtwasser und Embryonalhüllen nach der Geburt und Lecken des Jungen.
d. In gewissen Fällen erscheint das Riech-Gähnen mit Flehmen gekoppelt, in anderen stellt es eine Alternative zum Flehmen dar.

Die weitgehende Übereinstimmung im Einbau des Riech-Gähnens und des Flehmens in Verhaltenssequenzen sowie die Ähnlichkeit einzelner Komponenten der Mimik beim Riech-Gähnen und Flehmen legen den Schluß nahe, daß der funktionelle Kern beider Verhaltensweisen ein besonderer chemorezeptorischer Vorgang ist. Obwohl die Breite der Untersuchungen unzureichend ist, wird die Vermutung geäußert, daß auch beim Riech-Gähnen das Jacobsonsche Organ betätigt wird. Das Riech-Gähnen wäre dann als vorwiegend weiblich-mütterliche, primitivere, das Flehmen als männliche, höher spezialisierte Form der Rezeption mittels des Jacobsonschen Organs aufzufassen.

In phylogenetischer Hinsicht wäre dann ein naher Zusammenhang zwischen Flehmen und Riech-Gähnen zu vermuten, während trotz äußerer Ähnlichkeit keine so nahe phylogenetische Beziehung zwischen Riech-Gähnen und anderen Gähnformen bestünde.

Summary

"Sniff-yawning" in Bovinae

This paper is concerned with a special type of yawning: „sniff-yawning." During a study of the Banteng, *Bos javanicus,* in the Javanese Nature Reserve of Udjung Kulon, it was observed

that females and males of these bovines inspected the skeleton of a conspecific which was devoid of meat but still smelling. On these occasions the following behaviour sequence was regularly observed: 1. sniffing and licking of the bones, 2. raising and stretching forward of the head, 3. licking of the nostrils, 4. yawning, 5. adoption of normal bearing of the head. On exceptional occasions, 1. and 2. were immediately followed by "Flehmen" or "lipcurl" and then by the sequence 3. to 5.

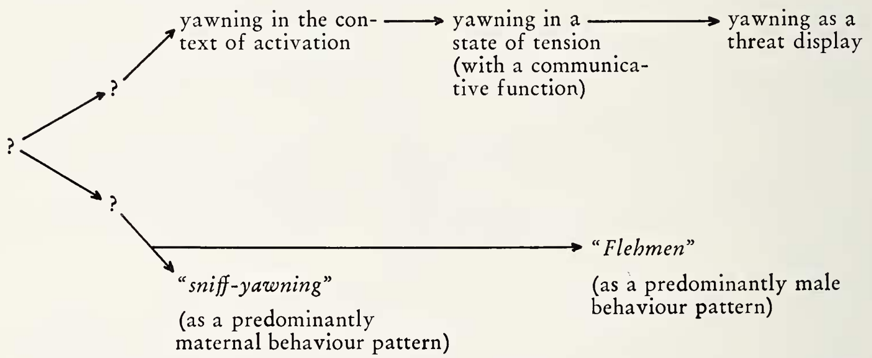
In single bulls turning up at the skeleton, the sequence with sniff-yawning led over to behaviour which normally occurs in the context of bull rivalry: horning the bones, the ground, or a near bush, and bawling. If several bulls were together, a lateral threat display was observed in addition.

Some experiments with several species of Bovinae in the zoo of Berlin, additional observations in the zoo and in the wild, and occasional reports of different authors lead to the following provisional statements:

a. Sniff-yawing occurs in most species of Bovinae.
b. In addition it has been observed in mammals of very different taxa.
c. It is not uniquely a reaction to stimulation by bones, but to other stimuli as well. Most often it occurs in the context of special maternal activities, e. g. licking of amnion fluid and placenta after parturition and licking of the offspring.
d. Sometimes Flehmen and sniff-yawning occur in succession, sometimes vicariously.

These facts as well as basic similarities in appearence suggest that sniff-yawning, similar to Flehmen, is in its function a special chemoreceptory process. Although investigations still lack extensiveness, it is tentatively suggested that in sniff-yawning as in Flehmen Jacobsons Organ (Organon vomeronasale Jacobsoni) is set in action. Sniff-yawning would appear as the predominantly female-maternal variation of receptory activity involving Jacobsons Organ, while Flehmen would have to be considered as the more spezialized male variation. Despite the similarity between, on one side, yawning in the context of resting or activation behaviour, on the other side sniff-yawning, these behaviours are markedly different from a functional point of view, while sniff-yawning and Flehmen seem more closely related.

Based on these considerations the following phylogenetic relationship is suggested:



Literatur

BRUMMER, H. (1971): Placentophagie beim Rind. Verhaltensforschung und Haltungstechnik beim Rind, pp. 119—125, Kuratorium für Technik und Bauwesen in der Landwirtschaft e. V., Frankfurt.

DARWIN, CH. (1872): The expression of emotion in man and animals. London.

GODDARD, J. (1966): Mating and courtship of the Black Rhinoceros *(Diceros bicornis).* East African Wildlife Journal VI, 69—75.

HEDIGER, H. (1961): Beobachtungen zur Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus. Verlag Reinhardt, Basel.

MC HUGH, T. (1958): Social Behavior of the American Buffalo *(Bison b. bison).* Zoologica **43,** 1—40, New York.

KNAPPE, H. (1964): Zur Funktion des Jacobsonschen Organes (Organon vomeronasale Jacobsoni). Der Zoologische Garten (N. F.) **28,** 188—194.

LANG, E. M. (1961): Beobachtungen am Indischen Panzernashorn *(Rhinoceros unicornis).* Der Zoologische Garten (N. F.) **25,** 369—409.

PODUSCHKA, W.; FIRBAS, W. (1968): Das Selbstbespeicheln des Igels steht in Beziehung zur Funktion des Jacobsonschen Organes. Z. Säugetierkunde **33,** 160–172.

SCHENKEL, R. (1966): Zum Problem der Territorialität und des Markierens bei Säugern — am Beispiel des Schwarzen Nashorns und des Löwen. Z. Tierpsychol. **23**, 593—626.
SCHENKEL, R.; LANG, E. M. (1969): Das Verhalten der Nashörner. Handbuch der Zoologie **8**, Teil 10, Beitrag 25: 1—56.
SCHLOETH, R. (1961): Das Sozialleben des Camarguerindes. Z. Tierpsychol. **18**, 574—627.
SCHNEIDER, K. M. (1930—1932): Das Flehmen I—IV. Der Zoologische Garten (N. F.) **3–5**.
VERBERNE, G. (1970): Beobachtungen und Versuche über das Flehmen katzenartiger Raubtiere. Z. Tierpsychol. **27**, 807—827.

Anschriften der Verfasser: cand. phil. ULRICH HALDER, Zoologisches Institut der Universität Basel, Rheinsprung 9, 4000 Basel; Prof. Dr. RUDOLF SCHENKEL, Zoologisches Institut der Universität Basel, Rheinsprung 9, CH–4000 Basel

The Microscopic Anatomy of the Pineal Body of Impala (*Aepyceros melampus* Lichtenstein, 1812)

By W. M. MATHAI

Department of Veterinary Anatomy and Histology University of Nairobi, Nairobi, Kenya

Eingang des Ms. 29. 5. 1972

Introduction

The histological structure and cytology of mammalian pineal bodies is reviewed by QUAY (1965). Recently much work has been done on the mammalian pineal bodies especially as more evidence appears to confirm their functional significance as neuro-endocrine organs. Most of these investigations have been discussed by GUSEK (1968), REITER and FRASCHINI (1969), and WOLSTENHOLME and KNIGHT (1971).

The specific function of the mammalian pineal body remains to be elucidated. However, sufficient information is now available to show that this organ produces some biologically active metabolites which act on such areas as the reproductive and pigment-forming systems (HERBERT 1969; QUAY 1965, 1969b; ZADURA 1969; RUBIN 1971).

Materials and Methods

The present investigation was carried out in 12 adults impalas *(Aepycereos melampus* Lichtenstein, 1812). These are medium sized antelopes which thrive on semi arid bush and savannah grasslands of Central and Eastern Africa. The animals were shot on a private farm near Lake Elementeita at about 36° E and 0° S and 6000 ft. above sea level. Both the pineal bodies and the surrounding nerve tissue were removed and fixed in 10 % formalin or in Bouin's solution.

Paraffin sections about 10 microns thick were cut and stained in Haematoxylin and Eosin, Goldner's stain for connective tissue and Bielschowsky's method for demonstrating reticular fibres. Frozen sections were cut and processed according to SCHROEDER, GROSSCHULTZE (ROMEIS 1968) and SCHAFTHALER and MAYERT (1957). Astrocytes were demonstrated using the goldmercuric chloride methol according to RAMON Y CAJAL (ROMEIS 1968). To demonstrate both the oligodendroglia and the microglia, frozen sections were processed according to PENFIELD (ROMEIS 1968).

Z. Säugetierkunde 37 (1972) 245—253